植 物 分 类 学 报 31(2): 140—146(1993)
Acta Phytotaxonomica Sinica

野菊和甘菊的形态变异及其核型特征*

汪劲武　杨 继　李懋学

(北京大学生物系，北京 100871)

THE MORPHOLOGICAL VARIATION AND THE KARYOTYPICAL CHARACTERS OF *DENDRANTHEMA INDICUM* AND *D. LAVANDULIFOLIUM*

WANG JIN-WU　YANG JI　LI MAO-XUE

(*Department of Biology, Peking University, Beijing* 100871)

Abstract *Dendranthema indicum* L. and *D. lavandulifolium* (Fisch. ex Trautv.) Ling et Shih are two species which are greatly variable in morphology. The specimens collected from different habitats show distinct variation in characters such as leaf division、leaf pubescence、size of capitula and number of capitula. Some authors (Li 1983; Du 1989; Nakata 1987) have studied the chromosome numbers and karyotypes of *D. indicum* and *D. lavandulifolium* and reported the basic chromosome number and polyploidy of these two species. But some questions, such as the patterns and trends of morphological variation、the relationships between morphological and karyotypical variations and the phylogenetic relationship between *D. indicum* and *D. lavandulifolium* remain unclear. Based on wide field investigation and cultivation experiments, the present authors made a thorough study on *D. indicum* and *D. lavandulifolium* from morphology、cytology with reference to geographical distribution and habit conditions. The results show that the amount of leaf pubescence of *D. indicum* is closely related to the water content in its habitat; the diameter of capitula decreases, while the number of capitula of *D. lavandulifolium* increases with the increase in elevation. Comparing the karyotypical constitution of different populations of *D. indicum* and *D. lavandulifolium*, the authors infer that natural hybridization, both intraspecific hybridization and hybridization between *D. indicum* and *D. lavandulifolium*, has played an important role in the origin of polyploids and in the evolutionary process of karyotypes of *D. indicum* and *D. lavandulifolium*.

* 1990.10.11 收稿。 国家自然科学基金资助项目。

By a synthetic analysis from morphology, cytology and geography, the authors also suggest that *D. indicum* and *D. lavandulifolium* be sister species, derived from a common ancestor, and it is unreasonable to consider one of them evolved from the other.

Key words *D. indicum*; *D. lavandulifolium*; Morphological variation; Karyotype

摘要 本文从形态地理和细胞学角度对野菊 *Dendranthema indicum* L. 和甘菊 *D. lavandulifolium* (Fisch. ex Trautv.) Ling et Shih 的形态变异的规律和趋势、形态特征与核型特征的联系以及野菊和甘菊的系统演化关系进行了研究。结果表明：无论从形态特征或从核型特征看，野菊和甘菊都是多型种，且两者之间没有直接的演化关系；根据对各类群形态特征和核型特征的比较，作者认为，杂交在野菊和甘菊多倍体起源及其核型进化过程中起着十分重要的作用。

关键词 野菊；甘菊；形态变异；核型

野菊和甘菊是菊属两个分布范围很广的种，在我国绝大部分省区均有分布。从外形上看，此二种个体的形态变异很大，并主要表现在叶形大小、叶片分裂状况、头状花序的大小和数目等方面，有些个体的外部形态特征明显处于两者的中间状态，不好区分，因而，《中国植物志》明确记载野菊和甘菊均为多型性的种，并推测在其共同分布区内有杂交现象发生的可能。中外学者(李懋学1983；杜冰群 1989；Tanaka 1959；Dourick 1952)曾从细胞学角度对野菊和甘菊的少数类型进行过研究，认为野菊是一个多倍体系列，包括四倍体、六倍体等，而甘菊主要为二倍体，并指出染色体多倍化是菊属野生种进化的主要机制。有关野菊和甘菊的细胞学特征与形态变异的联系，以及此二类群的演化关系，前人研究不多，仅 Nakata 等(1987)就野菊和甘菊的演化关系提出了一点看法，认为由二倍体甘菊演化到四倍体野菊，再发展为六倍体野菊，但证据不多。为弄清野菊和甘菊形态变异的规律和趋势，了解两者的系统演化关系，我们对不同地区收集的野菊和甘菊样品从形态地理和细胞学角度进行了研究，发现了一些规律，此篇为研究结果的初步报道。

材料和方法

形态学研究以野外调查为主，并结合引种栽培试验进行比较观察。同时，我们查阅了中国科学院植物研究所、北京大学、南京大学、复旦大学和西北大学等单位的大量腊叶标本，着重了解形态变异的特点和范围。

染色体研究按常规压片法进行，材料分别取自北京金山、河南鸡公山、伏牛山、四川峨眉山、巫溪红池坝、江西庐山、江苏句容、南京、浙江宁波、陕西西安、广东广州等地(详见表1)。每一居群观察4—10个个体，30—50个细胞，确定染色体数目，并取5个细胞的平均值进行核型分析。

所有凭证标本均存北京大学植物标本室(PU)。

观察结果

从我们收集的材料看，野菊的形态变异主要表现在叶子形状、叶裂深浅、叶背被

表1 野菊和甘菊不同居群

Table 1 Morphological and karyotypical characters of

种 名 Species	产 地 Locality	海 拔 Alt.(m)	叶裂程度 Degree of leaf division		二回裂片的宽度 Width of bipinnatifid lobe (mm)	叶背被毛状况 Leaf pubescence beneath	头状花序的数目 Number of capitula
			一回羽片 Pinnatifid	二回羽片 Bipinnatifid			
野菊 *D. indicum*	江苏，南京 Jiangsu, Nanjing	平原 Plain	浅裂 lobed	—	—	几无毛 nearly glabrous	—
	江西，庐山 Jiangxi, Mt. Lushan	1,000	半裂 cleft	—	—	明显被毛 distinctly pubescent	—
	广东，广州 Guangdong, Guangzhou	平原 Plain	半裂 cleft	—	—	有疏毛 sparsely pubescent	—
	浙江，宁波 Zhejiang, Ningbo	平原 Plain	半裂 cleft	—	—	同上 ditto	—
	江苏，句容 Jiangsu, Jurong	平原 Plain	半裂 cleft	—	—	同上 ditto	—
甘菊 *D. lavandulifolium*	北京，金山 Beijing, Mt. Jinshan	450	全裂 divided	深裂 parted	1.0—1.5	同上 ditto	47
	北京，北京大学校园 Beijing, Campus of Peking Univ.	平原 Plain	深裂 parted	浅裂 lobed	2.0—2.5	同上 ditto	25
	河南，伏牛山 Henan, Mt. Funiu	1,500	深裂 parted	锯齿 dentate	1.5—2.0	同上 ditto	39
	河南，鸡公山 Henan, Mt. Jigong	600	深裂 parted	浅裂 lobed	1.5—3.0	同上 ditto	26
	陕西，西安 Shaanxi, Xian	平原 Plain	深裂 parted	锯齿 dentate	1.5—2.0	同上 ditto	21
	陕西，西安 Shaanxi, Xian	平原 Plain	全裂 divided	深裂 parted	1.0—1.5	同上 ditto	23
	陕西，西安 Shaanxi, Xian	平原 Plain	深裂 parted	锯齿 dentate	1.7—2.0	同上 ditto	25
	四川，红池坝 Sichuan, Hongchiba	1,800	深裂 parted	锯齿 dentate	1.7—2.2	同上 ditto	25
	四川，峨眉山 Sichuan, Mt. Emei	600	深裂 parted	锯齿 dentate	2.0—2.5	同上 ditto	27

形态特征与核型特征的比较

different populations of *D. indicum* and *D. lavandulifolium*

头状花序直径 (cm) Diameter of capitula	染色体数目 Chromosome number	核形公式 Karyotypic formula	臂比范围 Range of arm ratio	平均臂比 Average of arm ratio	最长染色体／最短 Longest chromosome/shorest	核型类型 Karyotypic type	凭证标本号 Voucher
1.3 — 1.5	18	16m + 2st	1.17 — 3.17	1.48	1.87	2A	DV001
1.5 — 2.0	36	28m + 6sm + 2st	1.11 — 3.27	1.58	1.55	2A	DV002
2.0 — 2.2	36	30m + 4sm + 2st	1.07 — 3.64	1.53	1.55	2A	DV003
—	36	28m + 8sm	1.04 — 2.56	1.48	2.33	2B	DV004
2.0 — 2.3	36	28m + 8sm	1.10 — 2.50	1.48	1.57	2A	DV005
0.8 — 1.0	18	14m + 4sm	1.07 — 2.35	1.50	1.52	2A	DV006
1.2 — 1.4	18	16m + 2sm	1.06 — 2.53	1.28	1.59	2A	DV007
0.8 — 1.0	18	14m + 4sm	1.06 — 2.53	1.45	1.43	2A	DV008
1.0 — 1.2	18	14m + 4sm	1.15 — 2.42	1.52	1.47	2A	DV009
1.2 — 1.4	18	16m + 2sm	1.07 — 2.13	1.29	1.50	2A	DV010
1.3 — 1.5	18	14m + 4sm	1.10 — 2.14	1.37	1.66	2A	DV011
1.0 — 1.3	36	28m + 6sm + 2st	1.10 — 3.25	1.59	1.41	2A	DV012
1.2 — 1.3	36	32m + 2sm + 2st	1.07 — 3.09	1.44	1.67	2A	DV013
1.2 — 1.4	36	24m + 10sm + 2st	1.13 — 3.80	1.75	2.25	2B	DV014

毛情况和复伞房花序的式样等方面，比如：江西庐山产野菊叶背被毛明显较其它地区的个体为多，而南京产野菊叶背几光滑或仅脉上有稀疏的细毛。我们将南京、句容、庐山、宁波、广州等地的野菊引种在相同的环境中，发现它们在叶形、叶裂深浅和叶背被毛等方面都稍有变异，但没有明显的规律。从细胞学特征看，野菊所有居群染色体基数都为 $x=9$，多数为四倍体，仅南京产野菊为二倍体，不同居群的核型组成、平均臂比等有一定差异(详见表 1)。

甘菊的形态变异主要表现为两种类型，一种类型叶裂片很细(宽仅 1 — 1.5mm)，头状花序较小(直径 0.8 — 1.0cm)，密集成近平顶状的复伞房花序，在上部约 $10cm^2$ 的范围内有花序 40 — 60 个；另一种类型的个体叶裂片较宽(宽 2mm 以上)，头状花序稍大(直径 1.0 — 1.7cm)，亦聚集成复伞房状，但较稀疏，在上部约$10cm^2$ 的范围内有花序 20 — 30 个。在染色体特征上，甘菊所有居群的染色体基数亦均为 $x=9$，同样既有二倍体，也有四倍体，不同居群的染色体形态有一定差异(见表 1)。

讨 论

1. 形态变异的规律和趋势

从外部形态看，野菊和甘菊都存在不同程度的变异，并且有些变异明显受环境条件影响，例如：庐山产野菊多生于山区较干燥的阳坡上，其叶背明显被毛，不同于生长在平原地区的个体。从野外调查的结果看，甘菊随海拔升高，头状花序变小，数目增多，这一现象在金山(海拔 450m) 与北大校园(海拔 50m)以及伏牛山(海拔 1500m)与鸡公山(海拔 600m)这两个对应的地区相同但海拔高度不同的材料中表现得尤为明显。当然，野菊和甘菊的形态变异并不总是与环境条件有密切的联系，比如：从野外调查和引种栽培的结果看，野菊叶裂深浅的变化，在不同个体，甚至同一植株的不同部位，差异很大，但没有明显的规律，也看不出与环境条件有什么联系。

2. 形态特征与核型特征的关系

研究结果表明，野菊和甘菊少数类型的形态变异与核型特征有一定程度的联系，如：庐山产野菊叶背明显被毛，其核型也因平均臂比大、不对称程度高而不同于其它居群的个体。但对绝大多数变异类型来说，形态特征与核型特征之间没有明显的对应关系，形态特性不反映染色体倍性水平和结构特点。

现有结果已明显看出，多倍化是野菊和甘菊核型变异的一个主要方面，尽管目前我们对其多倍体的起源方式还不十分了解，但通过对它们的核型组成的对比分析，可以确定它们不是完全的同源多倍体。不可否认，在野菊和甘菊多倍体进化过程中，其二倍体祖先有可能自它们参与多倍体起源以后，在细胞遗传特性上发生了变化，并在核型特征上表现出来，从而诱使我们得出目前的结论。但对大量形态地理学资料进行分析的结果使我们确信，杂交在野菊和甘菊的多倍体起源及其核型进化过程中起着十分重要的作用，这里既包括同种不同居群、不同生态型或生态宗之间的杂交，也包括种间的相互杂交。从地理分布情况看，野菊和甘菊的分布区在很多地区彼此重叠，它们的花期又相近，这就为种间的基因交流提供了条件。据现有资料(李懋学 1983)可知，用野菊与其它菊属植物杂交，合成新的能育植株是有可能的，在其它植物类群中(张赞平 1990)也

不乏这样的报道。由此产生的杂种后代可能既具有一个亲本的某些性状，又具有另一亲本的某些性状，因而出现在外形上介乎两亲本之间的个体。但由于某些特殊的遗传机制(比如：偏母遗传)，有可能导致杂种后代不是处于两亲本的中间，而是偏向其中一个亲本，甚至无法与这个亲本相区别。《中国植物志》的作者曾根据外部形态和地理分布特征推测在野菊和甘菊的共同分布区内有杂交现象发生的可能，我们认为是有依据的。至于杂种后代表型偏向的决定因素和机制，尚待进一步研究。

3. 野菊和甘菊的系统演化与分类

野菊和甘菊无论从形态特征或是核型特征上看都是一个多型种，它们的演化关系怎样？对它们的各种变异类型分类学上应如何处理？这是我们现在要讨论的主要问题。

日本学者田中(1978)、Nakata 等(1987)根据对野菊和甘菊的细胞学研究认为，二倍体甘菊是野菊和四倍体甘菊的共同祖先，由它分别演化出野菊和甘菊的不同类型。我们根据对现有成果和资料的分析，不同意田中等人的看法，理由是：第一，从形态上看，野菊叶为一回羽裂，甘菊是二回羽裂，根据被子植物形态进化的趋势，从一回羽裂叶演化到二回羽裂叶更为合理，反之似不可能；第二，野菊既有二倍体存在，那它显然应是野菊的原始类型，而不应由甘菊演化出四倍体或六倍体的野菊。反过来，我们认为从野菊演化到甘菊也是不可能的，因为虽然从形态上看，野菊比甘菊原始，但在核型特征上，野菊普遍具近端着丝点染色体，不对称程度高，表现比甘菊进化。这两方面特征所反映的进化趋势彼此矛盾，难以解释。因此，我们认为在野菊和甘菊之间并不存在直接的演化关系，而很可能是从同一祖先演化来的两个姐妹种，二倍体野菊和二倍体甘菊无疑是它们两个最原始的类型。目前看来，它们都仍处于活跃的进化状态中，通过形态特性和核型特征的改变不断适应新的环境。

形态学和细胞学资料表明野菊和甘菊是两个近缘种，但它们无论在形态特征或是核型特征上都是可分的。对于野菊和甘菊的各种变异类型，很多是处于进化的中间状态，它们的关系又如此密切，因而分类时不应分得过细，否则容易导致混乱和过于繁琐。以南京产野菊为例，有些学者(江苏植物研究所 1982)认为南京产野菊叶片被毛较少，幼嫩，能食用，且头状花序也较其它地区的个体为少，故而将它独立成种，命名为 *Chrysanthemum nankingensis*，从核型特征看，南京产野菊为二倍体，其它地方野菊多为四倍体，似乎也支持这一处理。但从形态学、细胞学和地理分布等方面进行综合分析，我们认为南京产野菊的形态变异多数属于量上的变异，染色体倍性水平并不能完全由形态特性所反映，且它和四倍体野菊的分布区彼此交叠，因此在这种情况下，要把它们准确划分为不同的种是极其困难的。因而我们支持《中国植物志》中有关野菊的分类处理，即在目前情况下，把它看成是包含多倍体系列的多型种，不再细分。

参 考 文 献

[1] 江苏植物研究所，1982：江苏植物志，下册。江苏科学技术出版社。867 — 868.
[2] 李懋学、张敩文、陈俊愉，1983：我国某些野生和栽培菊花的细胞学研究。园艺学报，**10**(3):199 — 205.
[3] 杜冰群等，1989：两种菊属植物的核型研究。武汉植物学研究，**7**(3): 293 — 296.
[4] 林　镕、石　铸，1983: 中国植物志。科学出版社，**76**(1)：29 — 42。

[5] 下斗米直昌，1935: 菊 の生态 と细胞遗传。遗传育种学丛书(木原均编)。养贤堂，东京，**7**:112。

[6] 田中隆莊 等，1978: 日本产野生菊的种类。植物と自然，**12**(9)：6 — 11。

[7] Dowrick，G. J. 1953: The chromosomes of Chrysanthemum II. Garden varieties. *Heredity*，**7**(3): 59 — 72.

[8] Nakata，M. & Tanaka，R. 1987: Species of Chrysanthemum in Japan in the study of chromosomes. In Hong Deyuan (ed.): Plant Chromosome Research. Nishiki Print Co.，Hiroshima. pp. 17 — 23.

[9] Tanaka，R. 1959: On the speciation and karyotype in diploid and tetraploid species of Chrysanthemum. *J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B，Div.* **2**(9): 1 — 16.

[10] Tanaka，R. & Shimotomai N. 1961: Karyotypes in four diploid species of Chrysanthemum. *Cytologia*，**26**: 309 — 319.

[11] Taniguchi，K. 1986: Cytogenetical studies on the speciation of tetraploid Chrysanthemum indicum L. with special reference to C-bands. *J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B，Div.* **2**(21):105 — 157.

图版说明 Explanation of plates

Plate 1 *Dendranthema indicum* L. collected from: 1. Jiangsu，Nanjing; 2. Jiangxi，Mt. Lushan; 3. Guangdong，Guangzhou; 4. Zhejiang，Ningbo; 5. Jiangsu，Jurong

Plate 2 *D. lavandulifolium* (Fisch. ex Trautv.) Ling et Shih collected from: 1. Beijing，Mt. Jinshan; 2. Beijing，Campus of Peking University; 3 — 5. Shaanxi，Xi'an.

Plate 3 *D. lavandulifolium* collected from: 1. Henan，Mt. Funiu; 2. Henan，Mt. Jigong; 3. Sichuan，Mt. Emei; 4. Sichuan，Hongchiba

****

(上接第139页)

5. 对孢粉学、解剖学、植物化学等方面的分类学研究论文，应当强调系统性，取样要有充分的代表性，结果要能说明问题。

6. 孢粉学、细胞学、解剖学及植物化学方面的文章必须有凭证标本引证(至少应指明采集地点、采集人和采集号)，采集地点和采集人要附汉语拼音。凭证标本应存放在永久性标本馆(室)，并用统一代号表示标本馆名称。所有这类文章应强调种的鉴定的正确性。

7. 对数值分类学论文的要求：(1) 数值分类学论文首先要有明确的目的，是探讨方法论问题，还是探讨系统学问题。(2) 对探讨方法论的论文，要求对用不同方法得出的结果进行深入的分析、比较和讨论，并得出恰当的结论。(3) 对解决系统学问题的论文，对所研究类群的取样应有代表性。例如，要解决一个属(科、亚属等)的次级划分问题，OTU 应能充分代表其内的各个类型；要解决一个属或其它分类群的修订，则 OTU 应覆盖绝大多数种类。从可行性考虑，我们建议选择主产我国而又值得探讨的类群。当然对世界性分布，但能掌握材料的类群的研究，更受欢迎。(4) 作者利用数值分类学方法分析处理自己实验所得的孢粉学、细胞学和植物化学等方面的数据，也是可取的。

8. 有新思想的稿件，要有事实根据，要合乎逻辑。新方法的文章应确有使用价值。

9. 外文摘要应尽量提供与论文本身一样多的信息，但要高度浓缩，具体说明论文的目的、方法、结果和结论，当然重点是结果和结论。总之外文摘要本身是一篇完整、准确，简炼的短文，使其充分反映文章的要点。在文字尽量精炼的前提下，篇幅可适当加长。投搞时务必附与英文摘要相应的中文，以便审查修改。表和图注要中英对照。

10. 文中的实验方法，可只引所用方法的文献或仅指出所用方法的名称和改进部分。

11. 其他各注意事项详见本刊近期《征稿简则》。

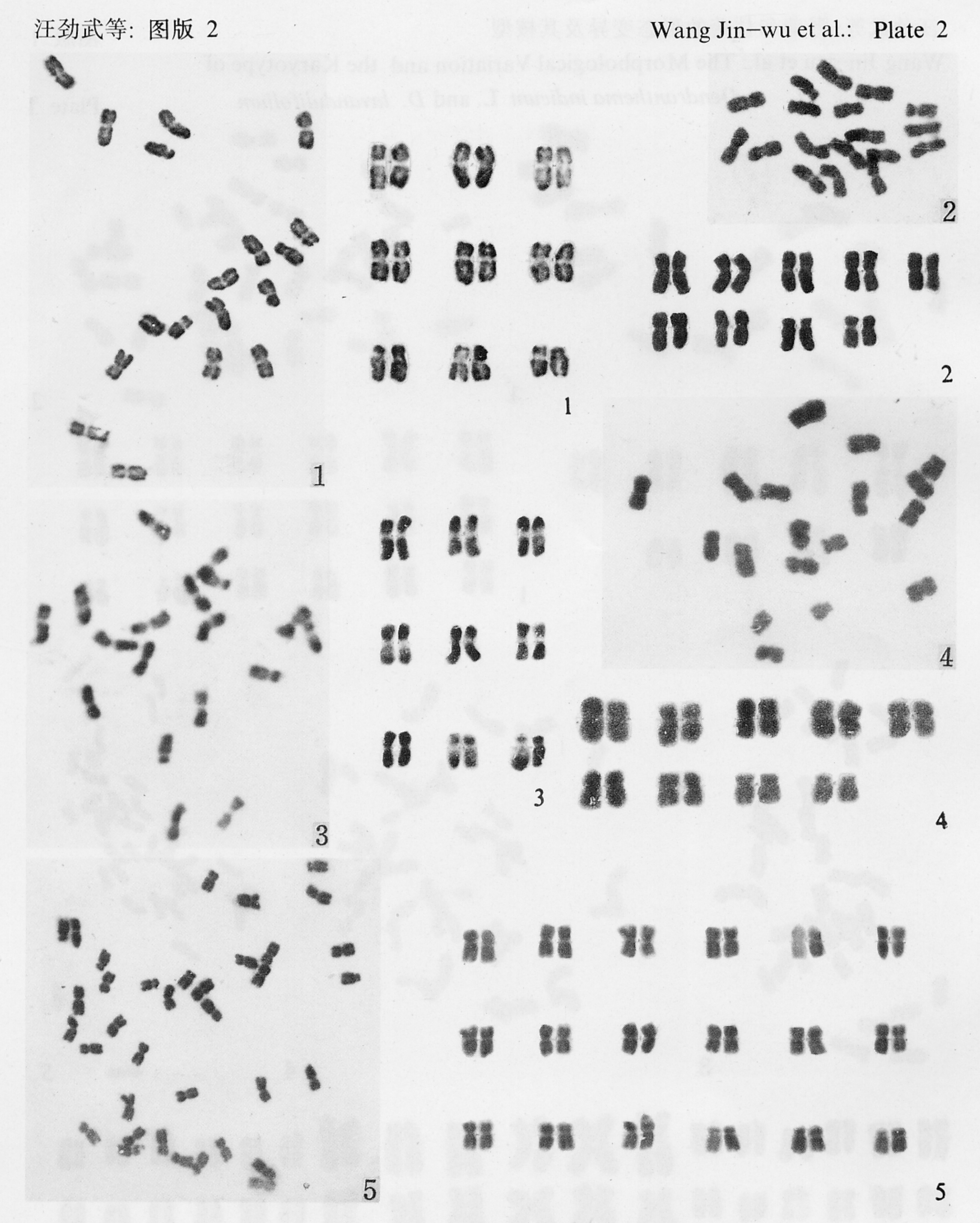
1 2

1 2

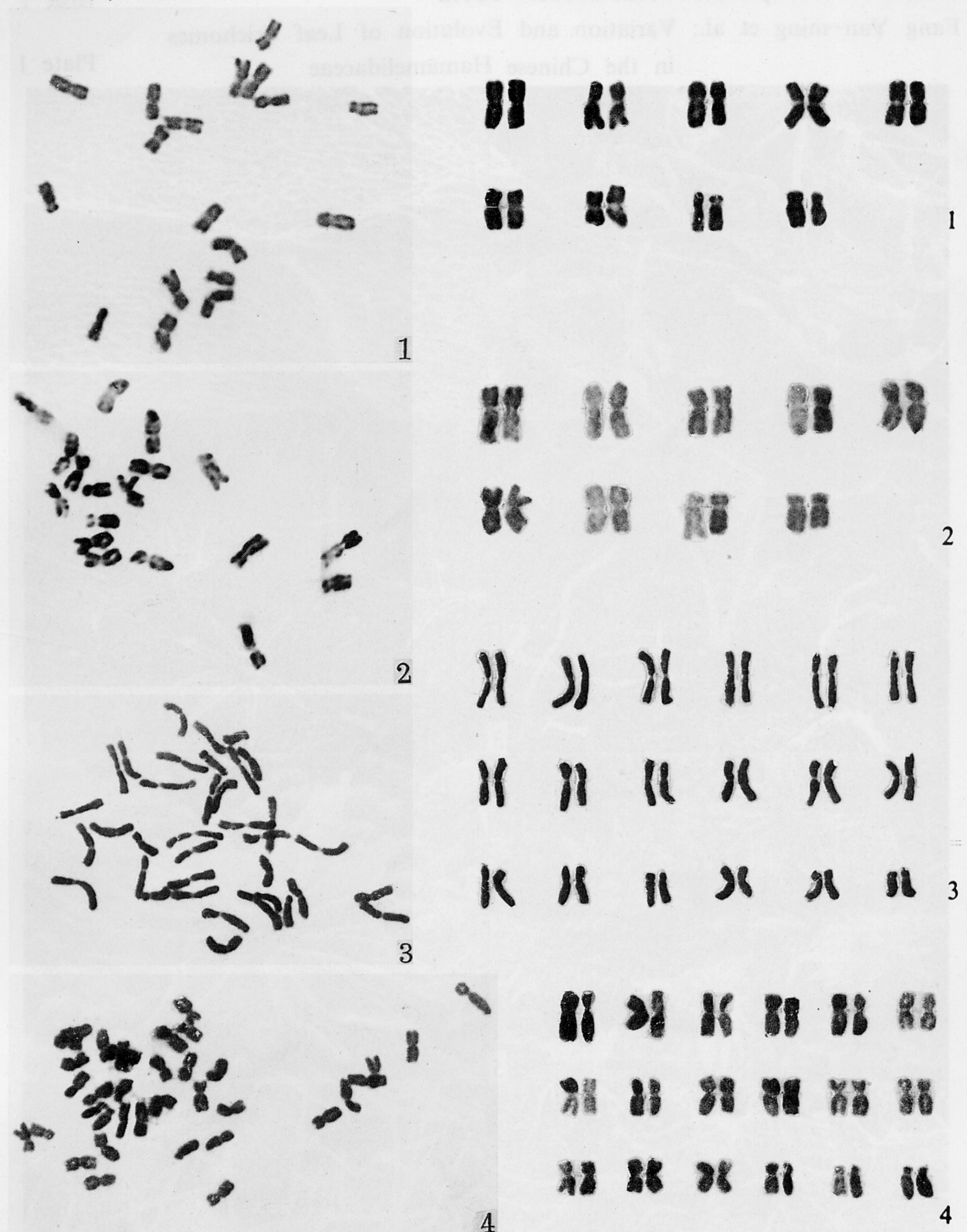
3 4 5



see explanation at the end of text



see explanation at the end of text



see explanation at the end of text